УДК 595.771:591.431.2

Л. В. Пучкова

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНЫХ СТРУКТУР ХОБОТКА КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (CULICIDAE)

На вершине хоботка комаров причленены пара лабелл и непарная срединная лопасть — лигула. Лабеллы удерживают стилеты в пучке во время питания комара кровью (Kulagin, 1906; Robinson, 1939) и вместе с лигулой (Owen, 1971) обеспечивают определение химических свойств субстрата (Frings, Hamrum, 1950; Salama, 1966). Кроме того, они способствуют подаче открытолежащих жидкостей к пищепроводящему каналу хоботка. Сенсорная функция, несомненно, является первичной, более древней для этих органов, гомологичных лабиальным щупикам и комплексу глосс и параглосс нижней губы насекомых с грызущим ротовым аппаратом. Остальные функции носят вторичный характер, приобретенный в процессе специализации диптероидных лабелл и лигулы.

В соответствии с этологическими различиями и степенью специализации отдельных видов комаров, их лабеллы наряду с общим для семейства устройством должны иметь частные особенности на уровне таксонов разного ранга. С целью проверки этого предположения под микроскопом были изучены постоянные и временные препараты вершин хоботка комаров пяти видов: *Culex pipiens* L., *Aedes excrucians* Walker, *A. caspius* Pall., *Culiseta annulata* Schrank и *Anopheles maculipennis* Mg.). Часть лабелл подверглась предварительному выщелачиванию или двойному окрашиванию кристаллическим фиолетовым.

Лабеллы комаров трехчлениковые, что отражает их происхождение от трехчлениковых лабиальных щупиков ортоптероидной нижней губы (Crampton, 1923, 1925). Но специализация на выполнении определенных функций определяет характерные свойства каждого из члеников этой структуры у комаров. Основное назначение первого из них — опорно-двигательное. Его наружные сильно редуцированные элементы играют роль шарнира при более объемных втором и третьем члениках, образующих в совокупности основную массу каждой лабеллы. Набор внутренних склеритов первого членика, заходя в полость второго и третьего, выполняет опорную функцию и обеспечивает передачу движений на различные точки лабелл. Второй членик является главным наружным опорным элементом лабеллы, а третий — обеспечивает как сенсорную, так и пищеприемную функцию. В акте охвата пучка стилетов принимают участие элементы всех трех члеников лабелл, особенно первого и третьего.

С точки зрения уровня специализации относительно низкую ступень занимают лабеллы *Culiseta* (рис. 1, *А*), с их сплошным и относительно широким кольцом первого членика, сравнительно слабой и равномерной склеротизацией наружной поверхности третьего членика и округленными вершинами более коротких , чем лигула лабелл. У представителей остальных исследованных родов лабеллы отчетливо превышают длину лигулы, а вершины их более или менее приострены (рис. 1, *Б—Г*). Тенденция к уменьшению размеров и роли лигулы в терминальном аппарате хоботка двукрылых — одно из генеральных направлений специализации их лабиальных структур, связанной с процессом перехода ведущей роли

в слизывании жидкой пищи от глоссальных элементов к лабеллярным, несшим в ортоптероидном ротовом аппарате только сенсорную нагрузку.

Не менее характерна тенденция к редукции экзоскелета первого членика лабелл. Если у *Culiseta* это еще сплошное, хоть и короткое, разновысокое кольцо, то у остальных исследованных видов оно часто разорвано в одном или двух местах и только изредка сохраняет непрерывность, оказываясь во всех случаях редуцированным до почти незаметных

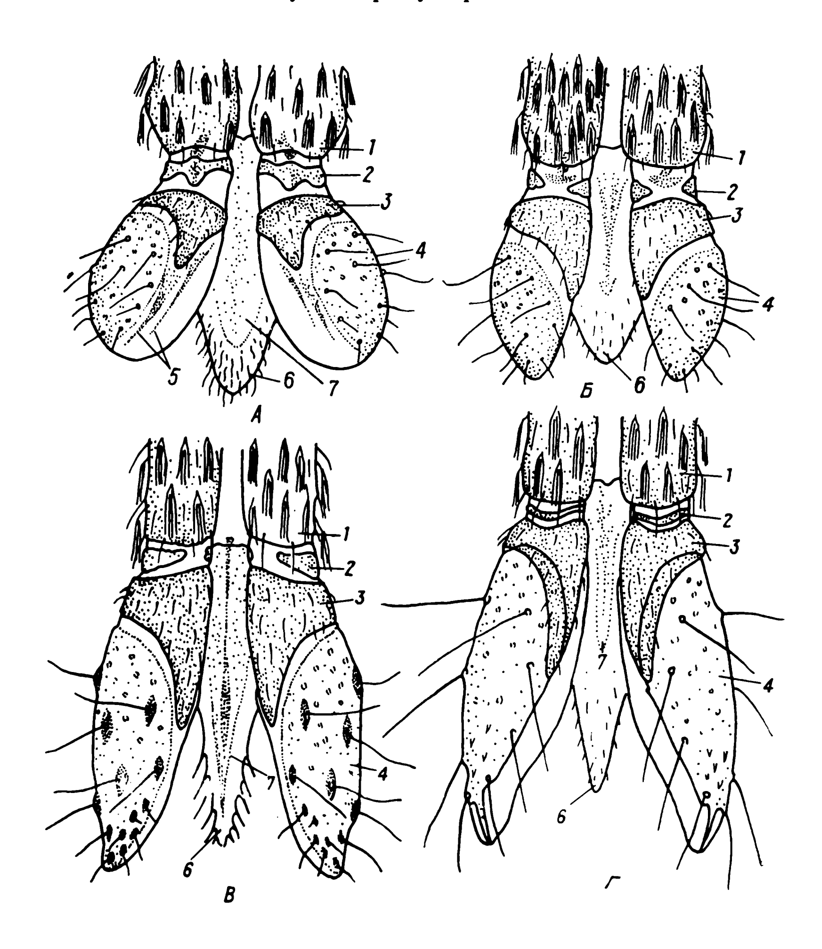


Рис. 1. Общий вид лабелл и лигулы четырех видов комаров:
А — *Culiseta annulata* Schrank; *Б* — *Culex pipiens* L.; *В* — *Aedes excrucians* Walker; *Г* — *Anopheles maculipennis* Mg.; *1* — вершина лабиума; *2* — I членик лабелл; *3* — II членик лабелл; *4* — III членик лабелл; *5* — просвечивающие сквозь кутикулу III членика вершины пигментированных опорных эндоскелетных пластинок; *6* — вершина лигулы; *7* — уплотнение передней стенки лигулы.

размеров. Залегая в широкой лабиолабеллярной мембране, рудименты первого членика играют не только шарнирную роль, но и осуществляют связь между лабеллами в целом и основанием размещенной между ними лигулы. Наибольшей длины первый членик *Culiseta* достигает в области лабиолабеллярного мыщелка (до 60—75 мкм). По переднему и заднему краю членика в этом месте размещены широко-треугольные отростки, обеспечивающие сочленение наружной стенки нижней губы (хоботка) и второго членика лабелл с первым члеником. По сторонам от линии,

соединяющей оба мыщелка, длина первого членика уменьшается до 30 мкм, но вскоре она опять увеличивается латерально до 55—75, а медиально не более чем до 40, после чего снова уменьшается до 30 мкм в крайнем медиальном положении. У остальных видов, даже если экзоскелетное кольцо членика остается сплошным, мыщелки на переднем и заднем краях его передней поверхности невыражены (рис. 1, *Г*). Чаще всего первый членик бывает представлен двумя экзосклеритами — латеральным и медиальным. Нередко (у *Aedes*) медиальный вообще исчезает, так что форма и степень выраженности рудиментов первого членика оказывается различной даже у разных особей одного вида (рис. 2, *А*). Тенденция к рудиментации наружного скелета первого членика находит свое дальнейшее выражение в мускоидном лабеллуме, как известно, вообще утратившем сегментацию; экзоскелету первого членика в нем, по-видимому, соответствуют фуркальные пластинки. Что касается эпифуркальных склеритов, залегающих в стенке лабеллума мух впереди фуркальных, то они являются либо также дериватом первого членика, либо — второго. Однако судя по наличию лигамента между эпифурками и внутренней стенкой основания лабеллума, это скорее дериват первого членика.

Рис. 2. Фрагменты терминальных придатков лабиума комаров:

А — вариации формы рудиментов экзоскелета I членика у разных особей *Aedes*; *Б* — двураздельность вершины второго членика лабелл *Aedes*; *В* — вершина лигулы *Culiseta* (видна извилистость волосков и «отсутствие» границ между волосками и их лункой); *Г* — вершина лигулы *Aedes* (лунки пустые).

В отличие от экзоскелета, эндоскелет первого членика в лабеллах комаров развивается прогрессивно и, являясь по сути производным базального эндоскелетного гребня, достигает высокой степени дифференциации, распадаясь на ряд отдельных, суставчато сочлененных друг с другом склеритов. Их совокупность образует систему, передающую сокращения лабиолабеллярных мышц на разные точки не только лабеллы, но и сочлененной с ними лигулы.

Форма второго членика меняется мало не только от особи к особи одного вида, но и от рода к роду, чем существенно отличается от первого членика лабелл комаров. Как правило, это очень короткое латерально и вытянутое в широко-треугольный отросток антеромедиально, относительно хорошо хитинизированное кольцо. Высота его антеромедиально достигает порою 360 мкм у *Aedes,* 295 мкм у *Culiseta* и 150—160 мкм у *Culex* и *Anopheles.* Фигурноизогнутая граница между вторым и третьим члениками не совпадает по наружной и внутренней стенке лабелл. Передняя — обычно короче задней. Дистальный край второго членика, особенно по передней стенке в области антеромедиального отростка, порою бывает волнистым (некоторые особи *Aedes*). Высота притупленных зубцов тут достигает 5 мкм, а расстояние между зубцами около 15—25 мкм. Однако чаще дистальный край второго членика лабелл комаров гладкий. Вершина антеромедиального отростка иногда (*Aedes*) двураздельная (рис. 2, *Б*). Каудомедиально дистальный край второго членика у *Culiseta* часто имеет отчетливый отросток, едва доходящий до середины длины третьего членика. У остальных видов он плавно закруглен.

Третий, вершинный, членик или сегмент лабелл комаров охвачен проксимально вторым и как бы надет на пронизывающие полость последнего вершинные отрезки опорных эндоскелетных пластинок первого членика. Длина третьего сегмента лабелл *A. excrucians* варьировала на наших препаратах от 320 до 350 мкм по латеральному и от 100 до 120 мкм по антеромедиальному краю. У *Culex* — соответственно 250 и 190 мкм. Что касается *Culiseta* и *Anopheles,* то различие в длине антеромедиальной и латеральной поверхностей первого было относительно наименьшим, а у второго — приближалось к характерным для *Aedes* соотношениям. Абсолютная длина лабелл подвержена значительным колебаниям, коррелирующим с общими размерами комаров, сильно варьирующими, как известно, в пределах вида в зависимости от условий питания личинок и иных причин. На наших препаратах длина лабелл в целом у разных видов варьировала в близких пределах от 380—400 (*Culex* и *Anopheles*) до 400—440 и даже 485—510 мкм (у *A. excrucians*). Ширина лабелл на препаратах сильно зависит от поворота их по отношению к плоскости зрения, достигая от 55 до 115—160, 200 и даже 220 мкм у разных видов.

Наружная поверхность третьего членика хитинизирована сильнее внутренней и имеет набор кутикулярных придатков, из которых самыми заметными являются длинные торчащие волоски. Границы латерального хитинизированного поля особенно четки у *Anopheles,* но более или менее сглажены у остальных видов, особенно апикально. Вершинное поле наружной стенки третьего членика *Anopheles* отчетливо мембранозно и как бы армировано упругой полоской, которая спускается от более толстой кутикулы, одевающей остальную часть стенки (рис. 1, *Г*). Проксимально задний отрезок наружной стенки третьего членика лабелл у *Anopheles* довольно глубоко задвинут под второй, особенно по каудолатеральной поверхности лабелл. У остальных видов этого нет. Благодаря склеротизации рельеф поверхности наружной стенки третьего членика лабелл *Anopheles* довольно постоянен, но у *Culiseta, Culex* и *Aedes,* если тургор лабелл невысок, наружная стенка неравномерно смята в мелкие или глубокие неправильные складки. Последние обычно «обтекают» основания длинных торчащих волосков, что говорит о некоторой уплотненности покрова лабелл в непосредственной близости от лунок этих сенсилл. Тенденция к уплотнению кутикулы у основания волосков слаба у *Culex,* но довольно отчетлива на лабеллах *Culiseta.* Максимума она достигает на лабеллах *Aedes* (рис. 1, *В*). Длинные торчащие волоски на наружной поверхности лабелл комаров этого рода всегда сидят

на ромбовидных или угловато-овально вытянутых вдоль длинной оси лабелл базальных пластинках, большей частью пигментированных. На стенках лабелл *Anopheles* волоски нередко отходят от невысоких пологих приподнятостей кутикулы, возможно, также отмечающих утолщенные ее участки.

Кутикула внутренней поверхности третьего членика лабелл комаров мембранозна и собрана частично в косые слабо извилистые бороздки. Функционально они могут рассматриваться как примитивные аналоги псевдотрахеальных бороздок мускоидного лабеллума. На хорошо тургоризованных лабеллах *Culiseta* внутренняя поверхность третьего членика кажется равномерно выпуклой, но на препаратах *Anopheles* она часто остается чуть вогнутой дистально в вершинной трети членика. У *Aedes* — наоборот, проксимальная часть внутренней поверхности третьего членика чаще кажется корытовидно вогнутой. Не исключено, что при разных степенях тургоризации и разных положениях опорных пластинок, обуславливающих ту или иную ориентацию лабелл, рельеф поверхности третьего членика изменяется определенным образом. Это имеет, несомненно, функциональное значение в выполнении вторичных функций лабелл, при которых важно, во-первых, обеспечение вакуумного эффекта, способствующего удержанию погружаемых в кожу прокормителя стилетов в пучке, и, во-вторых, создание перистальтической волны на их внутренней поверхности при подгребании жидкости к основанию лигулолабеллярного комплекса.

Размещенная между лабеллами и чуть позади от них лигула представляет собой вогнутый спереди и приостренный на вершине язычок. Как и на лабеллах, степень заостренности лигулы оказывается наименьшей у *Culiseta,* максимальной — у *Aedes* и, особенно, у *Anopheles* (рис. 1, *А—В*). Боковые поля и вершина лигулы одеты мембранозной кутикулой, в то время как медиальные поверхности передней и задней стенки более или менее укреплены. Как и на лабеллах, кутикула лигулы с большим числом хетоидов, особенно в базальной части задней ее стенки. На вершинном поле лигулы размещены очень тонкостенные, на препаратах часто беспорядочно волнисто изогнутые (рис. 2, *В*) волоски. Место сочленения волосков с относящимися к ним луночками под световым микроскопом практически неразличимо, что дало повод считать длинные лигулярные волоски хетоидоподобными (Owen, 1971). Однако легкость, с какой волоски выпадают при изготовлении препаратов, косвенно говорит о наличии сустава при их основе. Относительно крепче других держатся в лунках волоски лигулы у *Culiseta,* но у *Anopheles* и *Culex* они обламываются часто полностью. Остающиеся при лигуле лунки у этих двух видов очень невысоки, а у *Aedes* лунки сравнительно высокие, конусовидные и хорошо заметные на краях лигулы (рис. 2, *Г*). Длина занимаемого волосками поля на вершине лигулы у *Culiseta* и *Aedes* достигает 150—170 мкм. Наиболее дистальный конец лигулы у *Aedes* (25—30 мкм ее длины) по передней поверхности волосков не имеет, но прикрыт вершинами волосков, размещенных проксимальнее. Волоски, занимающие крайнее каудальное положение, едва достигают 10—15 мкм в длину. Дистально — длина их постепенно возрастает до 35 мкм, затем опять сокращается до 25 мкм.

Таким образом, апикальные структуры хоботка изученных родов комаров располагаются по степени специализации отдельных структур в определенный морфологический ряд. Наименее лабильный экологически род *Culiseta* оказывается более генерализованным, чем относительно легче других приспосабливающийся к антропическим условиям *Anopheles. Culex* и *Aedes* занимают промежуточное положение, но по ряду

признаков апикальный аппарат хоботка *Aedes* следует признать более специализированным. Специализация выражается в степени укорочения лигулы, заостренности вершин всех лабиальных придатков, укреплении кутикулы на наружных стенках третьего членика лабелл, степени редукции наружного скелета первого членика и некоторых особенностях внутреннего скелета, обеспечивающих увеличение угла разведения лабелл.

ЛИТЕРАТУРА

Frings H., Hamrum C. The contact chemoreceptors of adult yellow fever mosquitoes Aedes aegypti L.— J. Morpol., 1950, **94**, p. 133—142.

Crampton G. C. A comparsion of the labium in certain holometabolous insects from the standpoint of phylogeny.— Proc. Ent. Soc. Washington, 1923, **25**, p. 171—180.

Crampton G. C. A phylogenetic study of the labium of holometabolous insects with particular reference to the Diptera.— Proc. Ent. Soc. Washington, 1925, **27**, p. 68—91.

Kulagin N. Der Kopfbau bei Culex und Anopheles.— Ztschr. Wiss. Zool., 1905, **83** S. 285—335.

Owen W. Taste receptors of the mosquito Anopheles atroparvus Van Thiel.— J. Med. Entomol., 1971, **8**, 5, p. 491—494.

Robinson G. G. The mouthparts and their function in the female mosquito Anopheles maculipennis Mg.— Parasitology, 1939, **31**, p. 212—242.

Salama H. S. The function of mosquito taste receptors.— J. Ins. Physiol., 1966, **12**, p. 1051—1060.

Киевский университет

Поступила в редакцию
16.VI 1975 г.

L. V. Puchkova

MORPHOFUNCTIONAL PECULIARITIES OF APICAL STRUCTURES OF SNOUTS IN BLOOD-SUCKING MOSQUITO (CULICIDAE)

Summary

Mosquito labella are three-jointed. Exoskeleton of the first joint is rudimentary, but, as well as the progressively developed endoskeleton of this joint, ensures a support-motor function and realizes articulation of labella with labium and ligule. The second joint fulfils mainly the support function, the third one fulfils besides the sensory function two additional functions: participation in delivery of free liquids to food-taking opening of the snout and creation of sticking effect for retaining style, piercing the skin of an object of feeding, in a beam. The third joint is non-uniformly long and sclerotized along the outer and inner surface. Its form is not constant depending on the degree of turgorization and position of the support lamella, derivatives of the endoskeleton of the first joint. In total the terminal appendages of the snout, including ligula, are arranged in mosquito of the genera *Culiseta, Culex, Aedes* and *Anopheles* in the morphological series correlating with some peculiarities of their ecology.

State University, Kiev